

ÜBER MYOSENSORISCHE NERVENEINRICHTUNGEN

IM MENSCHLICHEN AUGENMUSKEL

VON

KARLHANS SCHNABEL

1965.

Aus der Universitäts-Augenklinik der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

Direktor: Professor Dr. Herzau

ÜBER MYOSENSORISCHE NERVENEINRICHTUNGEN
IM MENSCHLICHEN AUGENMUSKEL

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde der Hohen Medizinischen Fakultät

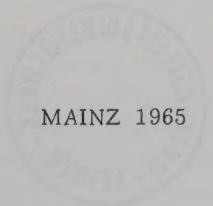
der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

vorgelegt von

KARLHANS SCHNABEL

aus Bad Kreuznach

MAINZ 1965



Dekan: Professor Dr. K. Thomsen

Referent: Privatdozent Dr. O. Oppel

Korreferent: Professor Dr. Watzka

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Februar 1965



INHALT

Seite

I. Einleitung	
Das Phänomen der Richtungskonstanz und seine Erklärungsversuche	1
II. Hauptteil	
a) Aufgabenstellung	4
b) Allgemeine Betrachtungen	4
c) Methodisches	5
d) Muskelspindeln im Augenmuskel (Aufbau und Funktion) ..	5
e) Hypolemmale "terminaison en grappe" Endigungen (Aufbau und Funktion)	8
f) Epilemmale "terminaison en grappe" Effektoren (Aufbau und Funktion)	10
g) Epilemmale Nervenschlingen (Aufbau und Funktion)	11
h) Strukturelle Besonderheiten der Augenmuskelnerven	12
i) Der zentripetale Nervenverlauf	14
j) Muskulatur und Bindegewebe im Augenmuskel	16
k) Lage der Muskelspindeln im Augenmuskel	17
l) Ringbinden	18
III. Zusammenfassung	20
IV. Literatur	21

EINLEITUNG

Die Aufgabe des Auges ist es, den Organismus über seine Umgebung zu informieren. Bei genauer Analyse dieser Feststellung zeigt es sich jedoch, daß in diesem banalen Satz Probleme angesprochen werden, die einer Diskussion wert sind.

Läßt man zum Beispiel auf der Straße den Blick über ein stehendes Auto gleiten, so wandert sein Abbild über die Netzhaut. Beobachtet man dasselbe Auto bei seiner Abfahrt, so kann sich sein Bild genauso über die Netzhaut bewegen, wie im ersten Beispiel. In beiden Fällen sind dabei die Vorgänge, soweit sie die wechselnden Abbildungsverhältnisse auf der Retina betreffen, die gleichen. Bei dem ersten Beispiel sieht man jedoch ein stehendes Auto, im zweiten einen anfahrenden Wagen. Ein weiteres, etwas abstrahierendes Gedankenmodell mag diese Beobachtung verallgemeinern: Fixiert man einen Punkt A, der vom Betrachter "gerade vorn" wahrgenommen wird, und fixiert danach einen links davon liegenden Punkt B, so wird der Punkt A jetzt links von dem Netzhautzentrum abgebildet. Der Punkt A, der primär in der Hautsehrichtung erscheint, liegt nun in einer Nebensehrichtung mit dem relativen Raumwert "rechts von der Hauptsehrichtung" (die jetzt ja von B vermittelt wird). Da in der Fovea jetzt B abgebildet wird, fällt A (gerade vorn) auf einer Netzhautstelle mit relativem Rechtswert. Der Richtungswert der Fovea muß also eine der Blickrichtung entsprechende Umwertung im Sinne eines relativen Linkswertes erfahren haben (Abb.1). In der Literatur werden diese Beobachtungen unter dem Begriff der Richtungskonstanz zusammengefaßt. Bei der Erklärung dieser Phänomene gehen die Ansichten der Forscher auseinander.

Als erste glaubten Fechner und Wundt, daß durch nervöse Impulse an die Augenmuskeln die Richtungswerte der Netzhaut umgestimmt würden. Sie vermuteten aber auch schon ein von den Augenmuskeln ausgehendes "Spannungsempfinden", dem eine Bedeutung bei der Umstimmung der Richtungswerte der Netzhaut zukommen sollte. Damals wurde ihnen besonders von Hering heftig widersprochen. Nach seiner Auffassung sollte die Änderung der absoluten Raum- und Richtungswerte der Netzhaut bei willkürlichen Augenbewegungen durch die beabsichtigte Aufmerksamkeitsverlagerung erfolgen. Diese Vorstellungen wurden in jüngerer Zeit von E.v. Holst und Mittelstaedt in ihrer Reafferenz-Efferenzkopietheorie weiter auszubauen versucht. Sie erklärten die Umstimmung der Raum- und Richtungswerte der Netzhaut bei einer Blickbewegung in einem Gedankenmodell wie folgt. Durch jeden Impuls zur Au-

genbewegung (Efferenz) komme es zur Drehung des Bulbus und damit zu einer Änderung des Abbildes auf der Retina. Die optosensorische Rückmeldung dieses Vorganges wird von ihnen als Reafferenz bezeichnet. Ohne kompensatorische Vorgänge müßten bei jeder Blickwendung die Gegenstände scheinbar umherspringen. Dies werde nach ihrer Auffassung dadurch verhindert, daß jeder Impuls zur Augenbewegung auch eine Wahrnehmung erzeuge, die als Efferenzkopie zentral registriert werde. Reafferenz und Efferenzkopie besäßen umgekehrte Richtungsvorzeichen und würden so verhindern, daß ruhende Gegenstände bei einer Blickänderung ihren Standort wechseln würden.

Neben diesen Vorstellungen über die Richtungskonstanz bei bewegtem Blick mehrten sich die Stimmen, die den äußeren Augenmuskeln neben ihren motorischen Aufgaben noch eine myosensorische Funktion zuschreiben, die die egozentrische Richtungslokalisation wesentlich mitbeeinflussen würden. Dabei versteht man unter egozentrischer Richtungslokalisation die Lokalisation der Sehdinge relativ zum vorgestellten Ort des eigenen Ichs, indem diesem ein bestimmter Ort im Sehraum zuerkannt wird.

Die oben erwähnten Vermutungen von Fechner und Wundt wurden zum ersten Mal von Dittler experimentell unterstützt. Bei seinen Versuchen führte ein Nachbild, in der abklingenden Phase eines rotatorischen Nystagmus, rhythmische Bewegungen aus. K.v.Hofe und Meyer zum Gottesberge führten die Versuche weiter und konnten feststellen, daß durch Labyrinthirregung ein zentrales Nachbild auffällig Lageveränderungen zeigte. Damit war die Beeinflussbarkeit der egozentrischen Lokalisation durch unwillkürliche Augenbewegungen wahrscheinlich gemacht. Vom Hofe berichtete in einer weiteren Arbeit, daß ein zentrales optisches Nachbild durch passive Bulbusbewegungen eine Ablenkung erfahren kann.

Diese Vorstellungen stehen auch den Ansichten A.v.Tschemmaks nahe, der für die egozentrische Raumlokalisation eine Mitwirkung indirekt-myosensorischer Informationen der Augenmuskeln annahm. v.Tschemmak war der Ansicht, daß die Augenmuskeln auf eine aktive Dauerspannung nicht, aber auf eine passive Dehnung ansprechbar seien. Ein gewisses Spannungsbild führe zu afferenten myosensorischen Impulsen aus dem okulomotorischen Apparat, die sich zu einer präexistenten einfachen Empfindung - gerade vorn und gleichhoch - addieren würden. Nach Tschemmaks Auffassung soll die egozentrische Lokalisation nicht nur myosensorisch beeinflussbar sein; sie würde vielmehr über diese Hilfseinrichtung wesentlich mitbestimmt.

Auch Herzau, ein Schüler Tschemmaks, der sich auf seine Ergebnisse bei

Scheinebenenuntersuchungen in asymmetrischer Konvergenz stützt, vermutet einen indirekt-myosensorischen Einfluß der Augenmuskeln auf die egozentrische Lokalisation.

Um das Problem endgültig zu entscheiden, hat Oppel in zwei Arbeiten (1958; 1963) über den Einfluß der Myosensorik der Augenmuskeln auf die egozentrische Lokalisation diese Fragen experimentell nachgeprüft. Mit physiologischer Methodik versuchte er im Selbstversuch den Beweis für die Existenz myosensorischer Nerveneinrichtungen anzutreten. Erzeugt man sich auf dem linken Auge ein transfoveales, horizontales, strichförmiges Nachbild und auf dem rechten Auge ein transfoveales, vertikales, strichförmiges Nachbild, so nimmt man durch kortikale Fusionsvorgänge ein Kreuz wahr. Ändert man nun die Blickrichtung, so wandert dieses Kreuz mit und wird im neuen Fixationspunkt wahrgenommen. Das Nachbild ändert also seinen egozentrischen Raumwert entsprechend der Bulbusbewegung.

Variiert man den gleichen Versuch dahingehend, daß man einen Bulbus mit einem Klemmsaugring in seiner Stellung festhält und nun versucht, die Blickrichtung zu verändern, so tritt trotz gleichbleibender Augenstellung eine Scheinbewegung des Nachbildes in Richtung der Blickintention auf. Erklären läßt sich dieses Phänomen durch die Änderung des myogenen Spannungszustandes der äußeren Augenmuskeln, welcher auf dem Weg über die myosensorischen Nerveneinrichtungen der Augenmuskulatur zu entsprechenden Informationen führt. Die Rückmeldung des myosensorischen Spannungsbildes bedingt eine Änderung des egozentrischen Bezugssystems.

Den Beweis über den unbewußten Einfluß der myosensorischen Informations-einrichtungen auf die egozentrische Lokalisation hat Oppel in einem assistierten Selbstversuch bei Vollcurarisierung erbracht. Bekanntlich blockiert Tubocurarin die Übertragung der nervösen Impulse auf die quergestreifte Muskulatur an den Endplatten; der Wille und das Sensorium bleiben dabei unbeeinträchtigt. Unter diesen Voraussetzungen kann der Bulbus ohne das grob mechanische Hilfsmittel des Saugrings ruhiggestellt werden. Darüber hinaus werden alle bewußten und unbewußten Tonusveränderungen der Augenmuskeln unmöglich gemacht. Das Versuchsprotokoll von Oppel zeigt, daß nach Eintritt der Curarewirkung auch stärkste Blickintentionen nicht zu einer Änderung der egozentrischen Lokalisation eines Nachbildes führten. Die angeführten Versuche darf man als Beweis dafür werten, daß an myosensorischen Informationseinrichtungen der äußeren Augenmuskeln nicht mehr zu zweifeln ist.

HAUPTTEIL

Wenn die oben angeführten physiologischen Untersuchungen so überzeugend für das Vorkommen von Rezeptororganen sprechen, so muß es auch möglich sein, diese Sinneseinrichtungen histologisch nachzuweisen. Meine Aufgabe war es, diese Rezeptoren im menschlichen Augenmuskel dokumentarisch darzustellen. Dabei sollte der Versuch unternommen werden, von der anatomisch-histologischen Seite her eine Zuordnung der Sinnesorgane zu ihrer Funktion vorzunehmen.

Jedem, der sich mit der Anatomie der Orbita beschäftigt, fällt sehr bald auf, daß zu den äußeren Augenmuskeln, deren Gesamtgewicht nur wenige Gramm ausmacht, allein drei Hirnnerven hinziehen. Bekanntlich versorgt der Nervus oculo-motorius den M.rectus superior, den M.rectus medialis, den M.rectus inferior und den M.obliquus inferior. Der Nervus Trochlearis innerviert den M.obliquus superior und die Fasern des Nervus abducens gehen zu dem M.rectus lateralis.

Zählt man z.B. die Muskelfasern des M.semitendinosus am Oberschenkel aus und setzt sie in Relation zu der Anzahl der ihn versorgenden Nervenfasern, so kommt man zu einem aufschlußreichen Ergebnis. Hier versorgt eine Nerven-faser 47,5 Muskelfasern - in der Augenmuskulatur innerviert eine Nerven-faser dagegen nur 5-7 Muskelfasern. Dieser Nervenfaserreichtum ist so signifikant, daß er jedem, der zum ersten Mal einen Skelettmuskelquerschnitt mit dem Querschnitt eines Augenmuskels im Mikroskop vergleicht, sogleich ins Auge fällt (Abb.2).

Überall dort, wo es auf eine Präzisionssteigerung ankommt, wird die Innervation individueller. Dies kann auch nur der Sinn einer so reichlichen Nervenversorgung der Augenmuskelfasern sein. Über diesen nervösen Apparat werden die komplizierten Koordinationsbewegungen geleitet, die erst das Zusammenspiel beider Augen ermöglichen. Wie die weiteren Ausführungen zeigen werden, bildet die Netzhaut des Augapfels mit den äußeren Augenmuskeln ein komplexes Funktionsgefüge, welches erst die richtige Beurteilung des Gesehenen ermöglicht.

Als Untersuchungsmaterial wurden Augenmuskeln verwendet, die von Operationen oder von ganz frischem Sektionsmaterial stammten. Nach entsprechend langer Fixierung in Formol wurden Schwermetallimprägnationen vorgenommen

- a) nach Bielschowsky (Gefrierschnitte),
- b) nach Boeke (Pyrimidinmethode mit Stückimprägnation).

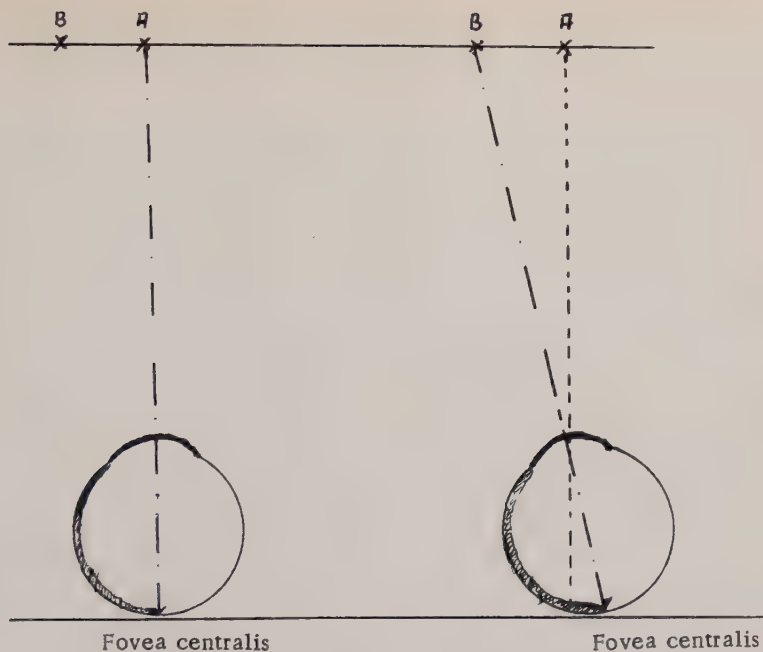


Abb. 1. Hauptblickrichtung und Netzhautwertigkeit.

- Rechtswert der Retina
- - - Linkswert der Retina
- · - · Hauptblickrichtung

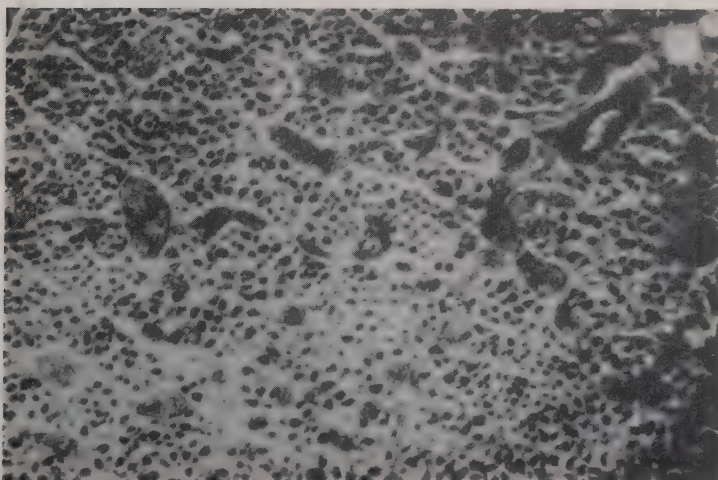


Abb. 2. Augenmuskelquerschnitt in der Übersicht.

Färbung: Eisenhämatoxilin. Vergrößerung: 10 x 45.

Belichtung: 1 sec. Schnittdicke: 10 μ . Präparat: M. rectus lateralis

Es stellte sich dabei heraus, daß hauptsächlich die erste Methode außerordentlich launisch war. Brauchbare Serienschnitte gelangen nur selten.

Die Stückimprägnation hatte den Vorteil, daß Silbernitrat nicht so leicht ausfiel und zum anderen, daß Paraffineinbettung möglich war.

Im histologischen Schnitt erkennt man zwischen den braun dargestellten Muskelfasern zahlreiche Nervenfasern, die dunkelbraun bis schwarz vom übrigen Schnitt abstechen. Sehr wertvoll war die Nachvergoldung der Präparate mit 0,1% Goldchloridlösung, da sich dadurch auch die feinsten Endaufzweigungen deutlich hervorhoben.

Die äußeren Augenmuskeln enthalten eine Reihe verschiedener Rezeptoren, die mit den Informationen der Netzhaut durch zentrale Verknüpfung eine funktionelle Einheit bilden. Gut gegeneinander abgrenzbar sind die folgenden Nerveneinrichtungen:

- 1.) Muskelspindeln,
- 2.) Hypolemmale "terminaison en grappe" Endigungen,
- 3.) Epilemmale "terminaison en grappe" Effektoren,
- 4.) Epilemmal liegende Nervenschlingen.

Die Muskelspindeln im Augenmuskel

Die Muskelspindeln in unserem heutigen Sinne wurden 1861 von Weismann entdeckt. Ihren physiologischen Sinn, als Organe des Muskelsinns, erkannte erst Kerschner 1888.

Wenn man auf der Suche nach Muskelspindeln eine Querschnittsserie durchmustert, so beobachtet man eigenartige Bindegewebsverdichtungen in dem sonst lockeren perimyoealen Bindegewebe. In diesen Bindegewebskonzentrationen treten nun im nächsten oder übernächsten Schnitt eins bis zwei dünne Muskelfasern auf; der proximale Anteil einer Muskelspindel. Um diese Fasergebilde ordnet sich das umgebende Bindegewebe ringförmig an, so daß schließlich jede Faser einen zarten Bindegewebsmantel besitzt. Neben den Einzelhüllen um jede Muskelfaser formiert sich das übrige Bindegewebe zu einer alle Spindelfasern umgebenden Hülle, der Spindelkapsel. In dieser beginnt der eigentliche intrafusale Teil der Spindel (Voss). Zwischen Spindelkapsel und den Spindelfasern entsteht ein Spaltraum, den Golgi 1881 als perifascikulären Lymphraum bezeichnete. Golgi kam auf Grund von Leukocyten, die er im Kapselraum beobachtete, zu dieser Auffassung. Seine Ent-

deckung wurde in neuester Zeit (1962) von Voss bestätigt, der Lymphocyten mit Sicherheit diagnostizieren konnte. Brzezinsky wies allerdings 1961 topographisch nach, daß der Inhalt des Kapselraumes keine echte Lymphe darstellt, sondern eine an Hyaluronsäure reiche Flüssigkeit enthält. Bei weiterer Durchmusterung der Serie erreicht dieser Kapselraum am Spindeläquator seine größte Weite, um sich nach distal wieder zu verschmälern, bis schließlich das Bindegewebe der Kapsel sich mit dem der Muskelfaser vereinigt. In den nächsten Schnitten wird eine Abgrenzung der Spindelkapsel unmöglich. Auch die Eigenhülle der Spindelfasern verliert sich, so daß die Muskelfasern frei im Bindegewebe liegen und sich schließlich an die normalen Muskelbündel anlagern. Das Bindegewebe, welches die Spindelmuskelfasern anfänglich von ihnen trennt, wird immer weniger. Man kann die Fasern noch über eine Strecke verfolgen und hat schließlich den Eindruck, daß eins bis zwei Fasern in eine normale Muskelfaser übergehen. Proximales und distales Ende der Spindel verhalten sich also unterschiedlich (Voss). Wie man sieht, ist der typische Aufbau einer Muskelspindel charakterisiert durch:

- a) spezifische Spindelmuskulatur,
- b) zwei bindegewebige Hüllen,
- c) versorgende Gefäße und Nerven.

Voss teilt die Muskelspindelfasern in einen intrafusalen und zwei extrafusale Abschnitte ein. Zwei oder drei Fasern würden an einem Spindelpol eintreten und sich dann vermehren, ob durch Längsspaltung oder durch Auftritt neuer Fasern, sei ungeklärt. Cilimbaris glaubt an Macerationspräparaten von Tieren eine Vernetzung der Spindelfasern nachgewiesen zu haben. Im Spindelzentrum scheinen sich die Muskelfasern auf ungefähr das Doppelte zu vermehren. Eine genaue Angabe ist deshalb schwierig, weil in dieser Höhe wegen einer gewissen Verschmelzung kaum noch Einzelfasern unterschieden werden können.

Diese zentrale Strecke der Spindelfasern ist gekennzeichnet durch eine Kernanhäufung. Im weiteren Spindelverlauf weichen die Fasern auseinander, um sich teilweise wieder zu vereinigen. Am distalen Spindelende treten dann ungefähr die gleiche Anzahl von Spindelfasern aus, wie im proximalen Teil eingetreten sind. Diese spezifischen Muskelfasern unterscheiden sich von normaler quergestreifter Muskulatur in folgenden Punkten: Sie sind viel graziler und ihr Durchmesser erscheint geringer als der einer durchschnittlichen Normalfaser, d.h. sie sind sarkoplasmaärmer. Weiterhin sind die Kerne der Muskelspindelfasern zentral lokalisiert im Gegensatz zur normalen Willkürmuskulatur.

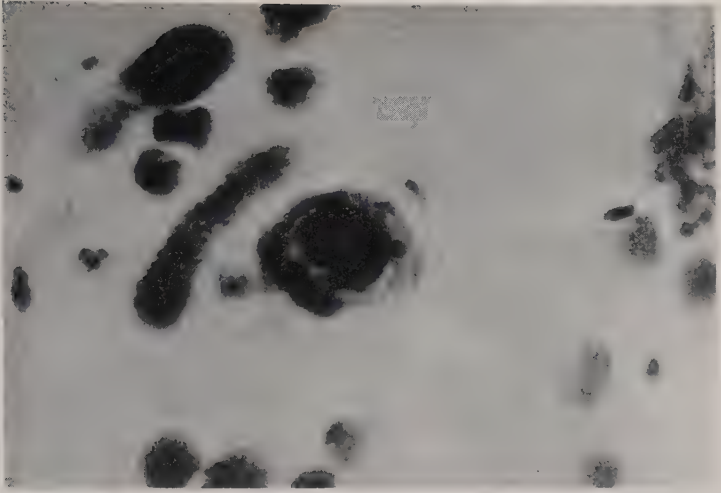


Abb.3. Muskelspindel im M.obliquus superior.

Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid, Pyrimidinmethode

Vergrößerung: 54 x 10 x 1,25 (Tubusfaktor). Belichtung: 1/10 sec.

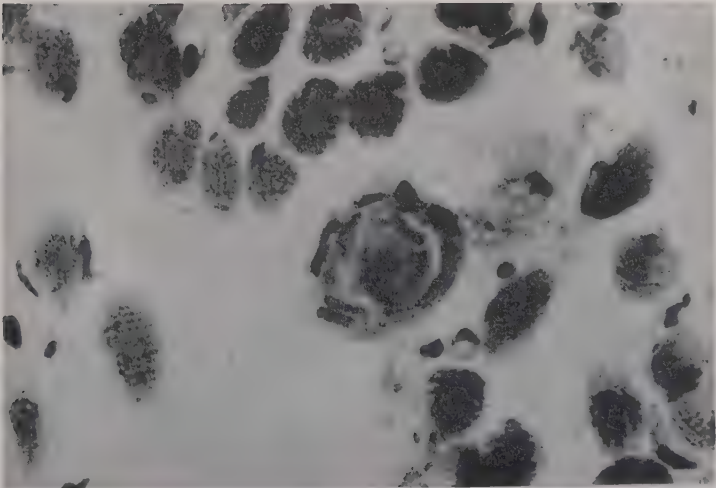


Abb.4. Muskelspindel im M.rectus lateralis.

Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid, Pyrimidinmethode

Vergrößerung: 54 x 10 x 1,25. Belichtung: 1/2 sec.

Die bindegewebigen Hüllen der Muskelspindeln gliedern sich in zwei Anteile, eine innere und eine äußere Scheide. Die äußere Scheide oder Kapsel setzt sich aus bindegewebigen Lamellen zusammen, die eine konzentrische Schichtung aufweisen. Am dicksten ist die äußere Scheide in der Höhe des Spindeläquators. Zu den Polen wird die Wand dünner. Die zelligen Elemente der Spindelscheide sind Fibrocyten, die zwischen den Lamellen liegen und durch die Gewebsanordnung zirkulär ausgerichtet sind. Die innere Hülle nimmt ihren Ausgang vom Perimysium internum und begleitet die Spindelmuskelfaser von den Polen in das Spindelinnere. Die Anordnung des Bindegewebes erscheint hier locker, im Gegensatz zur äußeren Scheide. Lediglich zum Kapselraum scheinen sich die Fasern zu einer Art bedeckenden Oberfläche zu formieren.

Die Gefäßversorgung der Muskelspindelfaser erfolgt wahrscheinlich nur über das Bindegewebe der inneren Hülle.

Zu den funktionell wichtigsten Bestandteilen der Muskelspindeln gehören Nervenfasern mit ihren spezifischen Endaufzweigungen. Da die Spindel sowohl eine efferente als auch eine afferente Innervation besitzt, lassen sich auch zwei Arten von Nervenfasern zu der spezifischen Muskulatur erkennen. Der Eintritt der afferenten Fasern in die Spindel liegt nicht unbedingt fest. In der Literatur wird polarer Eintritt wie auch äquatorialer Eintritt beschrieben. Wesentlich scheint die zweite Verlaufsform zu sein. Die Nervenfasern treten ungefähr in der Spindelmitte an das Rezeptororgan heran, durchbrechen die äußere Hülle, ziehen durch den Kapselraum, um sich nun an die Muskelfasern anzulagern. Nach einer gewissen Strecke, während welcher Muskulatur und Nerven parallel laufen, trennen sich die motorischen und sensiblen bzw. sensorischen Anteile. Die motorischen Nerven bilden an den Spindelfasern traubenförmige Endplatten. Schneider beschreibt als afferente Sinneseinrichtungen und Muskelspindeln zwei differente Nervenformationen. Unterschieden werden blütendoldenähnliche Gebilde und sogenannte anulospirale Effektoren, die die entsprechenden Muskelfasern wendeltreppenartig umwickeln. Beide stellen vermutlich Dehnungsrezeptoren dar. Sie werden bei Dehnung der Muskel erregt und bleiben unerregt, wenn sich der übrige Muskel kontrahiert, weil sie dann entspannt werden. Weiterhin sollen anulospirale Effektoren auch erregt werden, wenn sich die Spindelfasern selbst kontrahieren.

Aus den beschriebenen anatomischen Verhältnissen scheinen Rückschlüsse auf die Funktionen der Muskelspindeln erlaubt. Wie beim quergestreiften Muskel dürften sie auch im Augenmuskel die morphologische Grundlage der Dehnungs- und Schmerzempfindung bilden. Es dürfte sich um Rezeptoren

der Sensibilität handeln. Diese Organe scheinen dann in Funktion zu treten, wenn man die Muskulatur auf ihre plastischen Fähigkeiten beansprucht. Lenkt man den Bulbus mit einer Haftschiene passiv ab, so kommt es zu einer Änderung des Muskelfaserquerschnitts. Dieser Vorgang wird nur durch die Verformbarkeit des Augenmuskels ermöglicht - durch den sogenannten plastischen Tonus. Zwar bleibt die efferente Impulsfrequenz vom Zentrum zur Muskulatur die gleiche wie vorher; die Muskelspindeln werden jedoch gedehnt. Dadurch dürfte es zu Rückmeldungen von Dehnungs- und Schmerzsensationen aus den äußeren Augenmuskeln kommen. Daß es sich hier auch wirklich um Schmerzen handelt, die vom Muskel ausgehen und nicht durch solche der Conjunctiva oder des Orbitalgewebes, zeigt die Schmerzhaftigkeit von freigelegten Augenmuskeln, die während einer Operation isoliert auf Dehnung beansprucht werden. Die Bedeutung der Muskelspindeln der Augenmuskulatur auf den plastischen Tonus erscheint deshalb wahrscheinlich, bedarf jedoch noch weiterer Untersuchungen.

Die Anzahl der Muskelspindeln im Augenmuskel ist weit größer als die der Mm. lumbricales, die bisher als die spindelreichsten Muskeln des menschlichen Körpers galten. Neben den sensiblen Informationseinrichtungen für die Regulation des Dehnungsgefühls und für die Feinheit der Korrelation zwischen Synergisten und Antagonisten sind jedoch noch weitere differente Rezeptoren in der Augenmuskulatur vorhanden.

Die hypolemmalen "terminaisons en grappe" Endigungsformen

Schon Boeke fiel auf, daß die "terminaison en grappe" Endigungen morphologisch kein einheitliches System darstellen. Er unterschied hypolemmale motorische Endplatten von epilemmalen Endigungsformen mit wahrscheinlich sensorischem Charakter. Daneben beschrieb er zusätzlich dünnfaserige hypolemmal gelegene Endigungen.

Die hypolemmalen motorischen "terminaison en grappe" Endigungsformen verkörpern die morphologische Manifestation der zentrifugalen Innervation. Verfolgt man eine Nervenfasern im Präparat, so bleibt ihre Form bis zu ihrem Übergang in das Erfolgsorgan erhalten. Erst an der Aufteilungsstelle zur Endplatte nimmt der Faserkaliber plötzlich ab, und es tritt eine geweihförmige Aufspaltung der Ausgangsfaser ein. Den Abschluß bilden zarte Endnetze, die mit den Muskelfasern einen engen Kontakt eingehen. Diese feinen Endver-

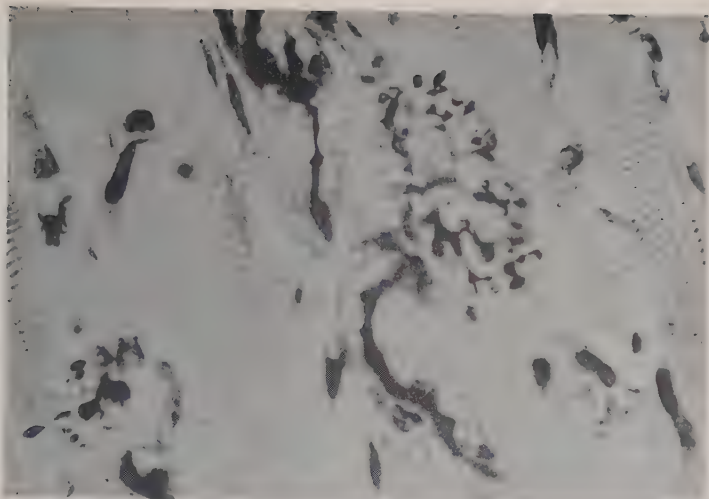


Abb. 5. Hypolemmale "terminaison en grappe" Endigung.
 Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 100 x 10 x 1,25
 Belichtung: 1 sec. Dicke des Schnitts: 10 μ
 Präparat: M. rectus superior

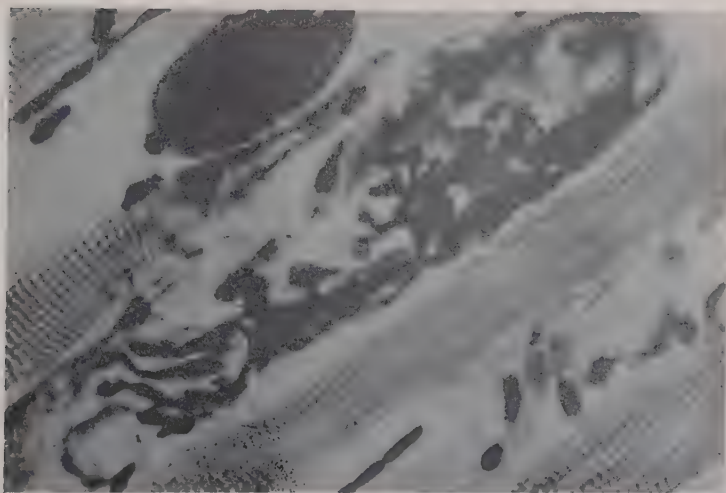


Abb. 6. Hypolemmale "terminaison en grappe" Endigung.
 Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 100 x 10 x 1,25
 Belichtung: 1/2 sec. Dicke des Schnitts: 10 μ
 Operationspräparat: M. rectus lateralis

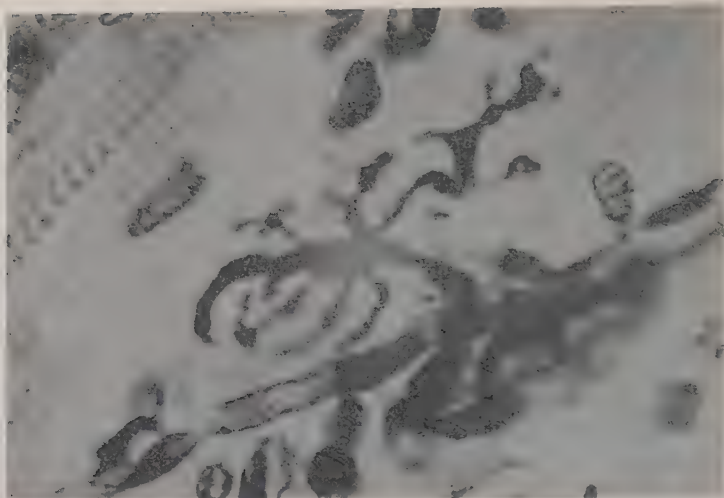


Abb. 7. Hypolemmale "terminaison en grappe" Endigung.

Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 100 x 10 x 1,25

Belichtung: 1/2 sec. Dicke des Schnitts: 10 μ

Präparat: M. rectus superior

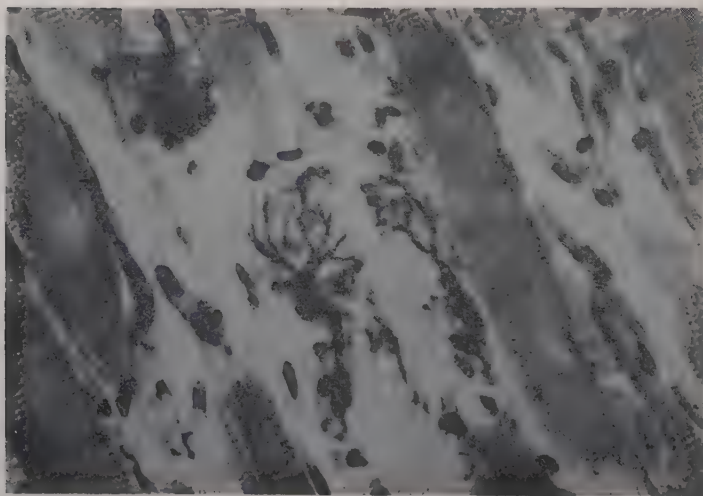


Abb. 8. Hypolemmale "terminaison en grappe" Endigung.

Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Belichtung: 1 sec

Dicke des Schnitts: 10 μ . Vergrößerung: 54 x 10 x 1,25

Präparat: M. rectus lateralis

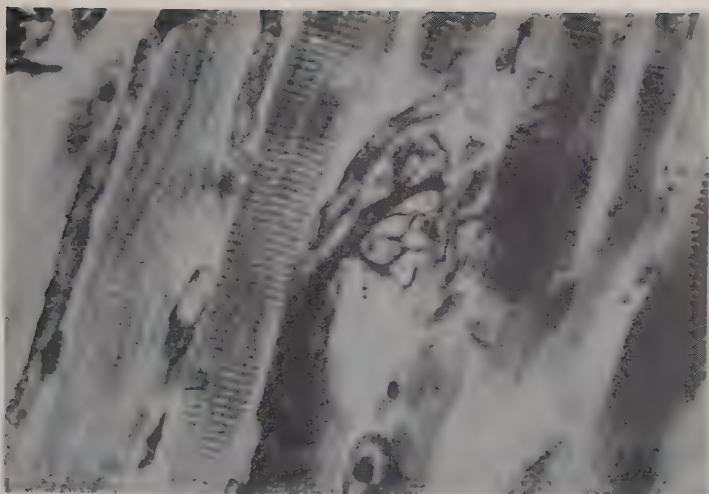


Abb. 9. Hypolemmale "terminal en grappe" Endigung
 Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 54 x 10 x 1,25
 Belichtung: 1 sec. Schnittdicke: 10 μ . Präparat: M. rectus superior



Abb. 10. Hypolemmale "terminal en grappe" Endigung
 Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 54 x 10 x 1,25
 Belichtung: 1/2 sec. Schnittdicke: 10 μ . Präparat: M. obliquus sup.

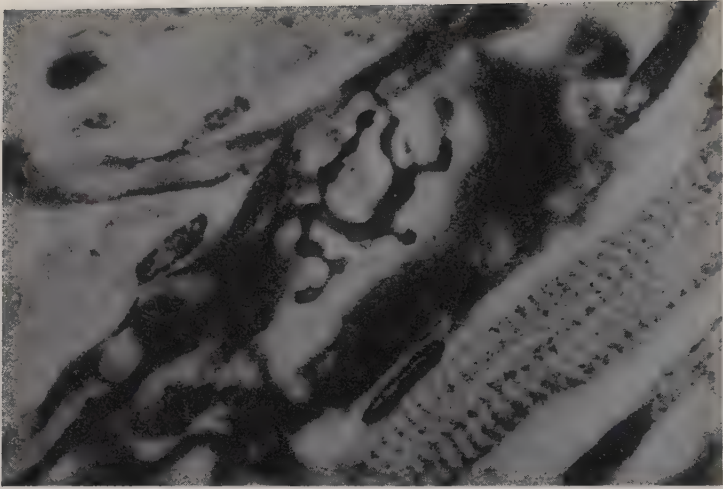


Abb.11. Hypolemmale "terminaison en grappe" Endigung

Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 100 x 10 x 1,25

Belichtung: 2 sec. Schnittdicke: 10 μ . Präparat: M.rectus lateralis

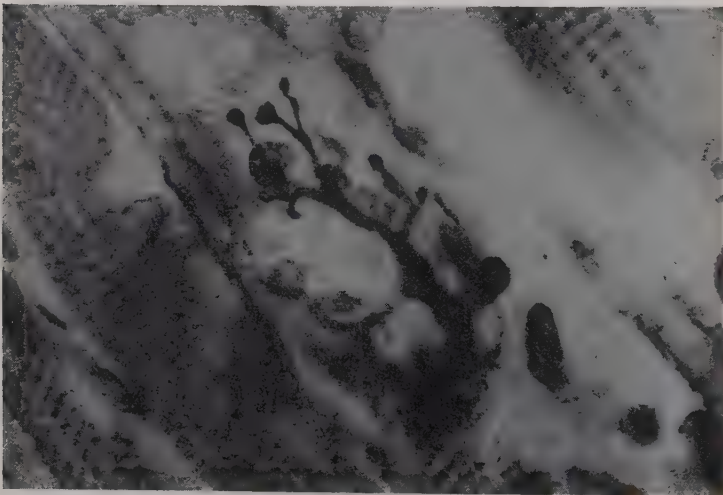


Abb.12. Hypolemmale "terminaison en grappe" Endigung

Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 100 x 10 x 1,25

Belichtung: 1 sec. Schnittdicke: 10 μ . Präparat: M.rectus lateralis

zweigungen zeigen im Präparat eine gröbere kolbige Form, die in der Affinität dieser Strukturen zu den imprägnierenden Schwermetallen begründet liegt. Um die Anlagerungsstelle der Endplatten treten auffällige Veränderungen an der Muskelfaser ein. Ankommende Nervenfasern und Sarkoplasma der Muskelfaser verbinden sich innig zu einer Endplatte - eine Struktur, die von Boeke als "periterminales Netzwerk" bezeichnet wurde. In dieser Höhe kommt es zu einer spindelförmigen Auftreibung der Muskelfaser. Die Querstreifung, die vorher ausgeprägt war, läßt ihre exakte Struktur vermissen, sie wird undeutlich und verliert sich schließlich in den meisten Fällen ganz (siehe Abb. 5 - 12). Die braune Farbe der übrigen Muskulatur wird schwächer und weicht einer hellgelben bis fast farblosen Tinktion. Auffällig ist der Kernreichtum an den Insertionsstellen der motorischen Endplatte. Oft vorhandene Vakuolen zwischen den Endtrauben sprechen für einen funktionell aktiven Abschnitt - eine Auffassung, die von physiologischer und pharmakologischer Seite hinreichend bestätigt wird. Diese Stellen sind als der humorale Übertragungsort nervöser Impulse zu betrachten. Über die Größe solcher hypolemmalen motorischen Endplatten läßt sich keine bindende Aussage machen. Man findet Endigungen, die nur zwei bis drei Nerv-Muskelverbindungen zeigen, andere besitzen 12-15 solcher Endanschwellungen.

Was die Endplatten am normalen quergestreiften Muskel darstellen, sind die hypolemmalen "terminaison en grappe" Endigungsformen für die Augenmuskulatur. Es sind die morphologischen Strukturen, an die die Erregungsübertragung gebunden ist, wenn zentrifugale Impulse zur Augenbewegung ausgesandt werden. Ihre Aufgabe ist es, dem Muskel die Absicht zur willkürlichen Augapfelbewegung zu übermitteln. Damit sind sie für die Ausführung kinetischer Zustandsänderungen - den sogenannten kinetischen Tonus - verantwortlich.

Wenn der kinetische Tonus von den hypolemmalen "terminaison en grappe" Endigungen gesteuert wird, so taucht die Frage auf, wer den sogenannten statischen Tonus bewirkt. Hierunter versteht man die muskuläre Fixation des Bulbus in einer bestimmten Blickrichtung. Dabei kann der Tonus aller beteiligten Muskeln gesteigert oder vermindert sein. Die Länge der Muskeln bleibt aber charakteristischerweise gleich. Um das zu verdeutlichen, sei ein Beispiel angeführt. Vergleicht man den Augapfel mit einem Pferd und die äußeren Augenmuskeln mit dem Zügel dieses Pferdes, so kann man die Zügel des Pferdes entweder straffen oder locker lassen. Oft wird die Ansicht vertreten, daß der statische Tonus von denselben Endplatten mitbestimmt wird, die die Augenbewegungen veranlassen. Man stellt sich dabei vor, daß zur Aufrechterhaltung eines bestimmten Kontraktionszustandes laufend efferente Impulse

über die hypolemmalen "terminaison en grappe" Endigungen die Muskulatur erreichen. Sicher sind Befehle vom Zentrum notwendig, um diesen statischen Tonus zu erhalten. Dabei scheinen zur tonogenen Impulsübermittlung kleine plättchenförmige Endorgane eine Rolle zu spielen. Auf Abb.18 wird deutlich, wie an derselben Endplatte eine gewöhnliche hypolemmale "terminaison en grappe" Endigung zusammen mit zwei Endplättchen inseriert. Diese besonderen Strukturen werden von ophthalmologisch-physiologischer Seite als Übermittler tonogener Impulse angesehen.

Die epilemmalen "terminaison en grappe" Effektoren

Diese Strukturen wurden 1899 von Huber und 1901 von Crevatin im Augenmuskel des Kaninchens beobachtet; im menschlichen Augenmuskel wurden sie 1906 von Dogiel nachgewiesen. Solche Effektoren zeigen einen ähnlichen Aufbau wie die motorischen Erfolgsorgane, allerdings mit wesentlichen Unterschieden in dem Verhältnis von Muskelfaser zu nervösen Ursprungsformationen. Um ihre physiologische und funktionelle Aufgabe zu beurteilen, ist die Lage zum Sarkolemm von ausschlaggebender Bedeutung. Grundsätzlich enden alle zentrifugalen Nerven am quergestreiften Muskel hypolemmal; die zentrifugal leitenden Strukturen liegen dagegen epilemmal. Bei diesen, auf dem Sarkolemm liegenden Effektororganen beobachtet man nicht den innigen Zusammenhang zwischen den neurofibrillären Formationen und der Muskelfaserstruktur, wie bei den motorischen Endplatten. Hier bleibt die Querstreifung unter den Trauben vollkommen erhalten. Man muß jedoch bei der Beurteilung von epilemmalen Organen vorsichtig sein, damit sich nicht ein tangentialer Flachschnitt einer motorischen Endplatte auf eine normale Muskelfaser aufprojiziert. Um diese Fehlerquelle zu umgehen, sollte man eine epilemmale Einrichtung nur bei Serienschnitten diagnostizieren, damit der angrenzende Schnitt immer zur Beurteilung mit herangezogen werden kann. Weiterhin dient zur Differenzierung zwischen hypolemmalen Endigungen und epilemmalen sensorischen Rezeptoren das Fehlen des "periterminalen Netzwerkes" bei den auf dem Sarkolemm liegenden Strukturen, denn hier besteht ja keine Verbindung zum Sarkoplasma. Anders ausgedrückt kann man sagen, daß zwischen den epilemmalen Nerven Einrichtungen und dem Sarkoplasma als Grenzmembran das Sarkolemm liegt. Ebenso wie bei den motorischen Endigungen läßt sich auch bei den epilemmalen "terminaison en grappe" Formationen keine genaue Aussage über die Größe und Gestalt machen. Die Größe variiert von Formen mit 1-3 Endknöpfchen bis zu solchen mit 6-8 Endanschwellungen. Ebenso verän-

derlich ist auch die Gestalt der Nervenausgangsverzweigungen.

Die Aufgabe der epilemmalen Nerveinrichtungen dürfte es sein, den jeweiligen Kontraktionszustand der Augenmuskeln zu registrieren, um so über unbewußte Rückmeldevorgänge das Zentrum über die Bewegungen des Augapfels zu unterrichten. Der afferente Impuls zur Augenmuskulatur und die efferente Rückmeldung bilden zusammen mit dem Zentrum das klassische Beispiel eines biologischen Reglermechanismus. Wird der Kreis an einer Stelle unterbrochen, so muß das zu nachweisbaren Fehlsteuerungen führen. Diese Vermutung wurde, mit dem oben angeführten Curareversuch, bestätigt. Dabei blieben die Scheinbewegungen, wie sie bei dem mit der Haftschale fixierten Auge beobachtet wurden, aus. Durch die Blockierung der motorischen Endplatte und der ausbleibenden Änderung des kinetischen Spannungszustandes fällt die Information aus den epilemmalen Organen weg. Deshalb ist die Annahme sehr wahrscheinlich, daß diese epilemmalen Nervenformationen über unbewußt bleibende Informationen einen sensorischen Einfluß auf die egozentrische Lokalisation ausüben.

Die epilemmalen Nervenschlingen

Auch hier liegt ein Gebilde vor, das der Kinästhetik der Augenmuskulatur dient. Diese Struktur findet man nicht besonders häufig. Meist sieht man auch nur Fragmente solcher Organe. Die Nervenschlingen sind durch ihren Verlauf charakterisiert. Nur eine Nervenfasern läuft einer Muskelfaser parallel, der sie sich anschmiegt. Plötzlich macht die Nervenfasern einen Knick im Winkel von 90 Grad, um in eine solche epilemmale Nervenschlinge auszumünden. Sehr leicht kann man bei der Diagnose getäuscht werden durch epilemmale "terminaison en grappe" Strukturen, die mit einer oder zwei Rezeptorösen von ihrer rückwärtigen Lage an der Muskelfaser in die Bildebene hineinragen. Diese Fehlerquelle läßt sich umgehen, wenn man die Bildebene des Mikroskops verändert und so die eventuell zugehörigen Organelemente in der Tiefe des Präparats erkennt; oder, wenn man den nächsten Schnitt der Serie zu Rate zieht. Die epilemmale Lage der Nervenschlingen erkennt man daran, daß keine Reaktion des Sarkoplasmas vorliegt. Man kann weder eine spindelige Auftreibung der Muskelfaser an dieser Stelle feststellen noch beobachtet man eine undeutlich werdende Strukturierung mit schwächer dargestellter Querstreifung. Fragt man auf Grund der morphologischen Struktur hier nach der physiologischen Aufgabe dieser Nervenschlingen, so kommt man zu folgenden Erwägungen. Wie immer sind dabei Schlüsse auf

die Funktion der nervösen Elemente, vom histologischen Präparat her, nur mit großer Zurückhaltung zu ziehen.

Ihre epilemmale Lage beweist, daß hier Effektoren vorliegen, die das Zentrum der Okulomotorik über die Vorgänge der Peripherie informieren. Nach der Ansicht vieler Forscher sollen zwischen hypolemmalen motorischen Endplättchen und den epilemmalen Nervenschlingen funktionelle Zusammenhänge bestehen. Der durch hypolemmale motorische Endplättchen vermittelte statische Tonus scheint durch zentrifugale Impulse dem Zentralnervensystem übermittelt zu werden. Die jeweilige erreichte Tonisierung des Muskels dürfte über die epilemmalen Nervenschlingen zentripetal zurückgemeldet werden. Hypolemmale Endplättchen und epilemmale Nervenschlingen könnten nach dieser Auffassung zusammen ein weiteres Regelsystem, das der unbewußten Regulation des statischen Tonus im äußeren Augenmuskel dient, darstellen.

Histologische Besonderheiten der Augenmuskulatur

Vergleicht man die Beobachtungen, die man beim Studium der quergestreiften Augenmuskulatur erhält, mit denen, die man bei der Betrachtung quergestreifter Muskulatur des übrigen Organismus bekommt, so sind eine Reihe von Besonderheiten aufzuzeigen, die bei der Augenmuskulatur auffallen. Hervorzuheben sind die Beobachtungen über:

- 1.) die Nerven
 - a) ihre strukturellen Besonderheiten
 - b) ihr zentripetaler Verlauf
- 2.) die Relation von Muskulatur und Bindegewebe
- 3.) Topographie der Muskelspindeln
- 4.) Ringbindeninformationen

Die strukturellen Besonderheiten der Augenmuskelnerven

Auf die überaus reiche Nervenversorgung der Augenmuskulatur im Vergleich zur peripheren Muskulatur wurde eingangs schon hingewiesen. Betrachtet man diese Nerven nun genauer, so fällt bald die unterschiedliche Dicke der Nervenfasern ins Auge. Diese Beobachtungen gehen auf Häggquist und seine Schüler zurück. Arbeiten von Bjorkmann und Wohlfahrt bestätigten diese Untersuchungen. Nach diesen Autoren hat N.III Faserstärken mit Maxima bei 4-6 μ und

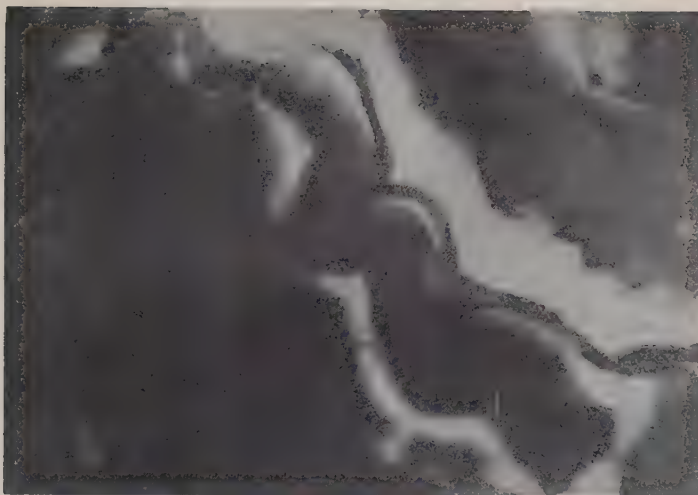


Abb.13. Epilemmale "terminaison en grappe" Endigungsform
 Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid, Bielschowsky
 Vergrößerung: 100 x 10 x 1,25. Schnittdicke: 15 μ
 Belichtung: 5 sec. Operationspräparat: M.rectus superior

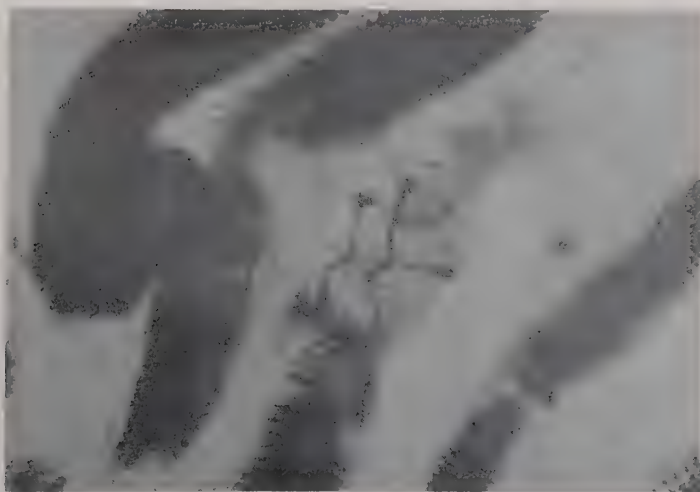


Abb.14. Epilemmaler "terminaison en grappe" Effektor
 Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 100 x 10 x 1,25
 Schnittdicke: 10 μ . Belichtung: 1/2 sec.
 Operationspräparat: M.obliquus superior

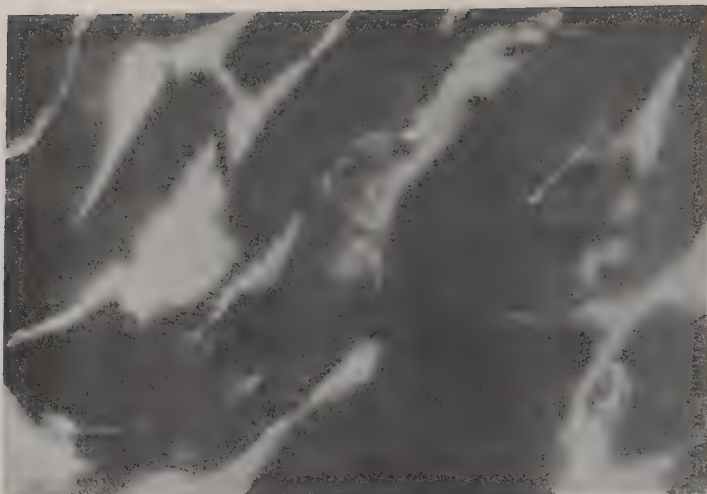


Abb.15. Epilemmale Nervenschlinge

Färbung: Goldchlorid / Silbernitrat. Vergrößerung: 54 x 10 x 1,25

Belichtung: 2 sec. Schnittdicke: 15 μ . Präparat: M.rectus lateralis

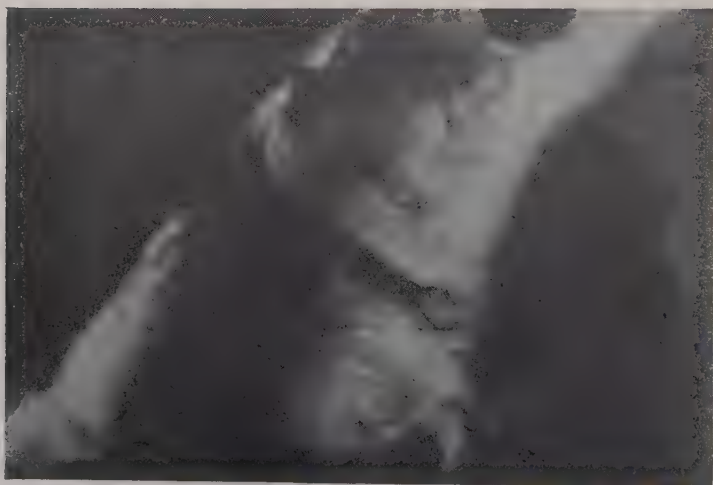


Abb.16. Epilemmale Nervenschlinge von 15

Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 100 x 10 x 1,25

Belichtung: 5 sec. Schichtdicke: 15 μ . Präparat: M.rectus lateralis

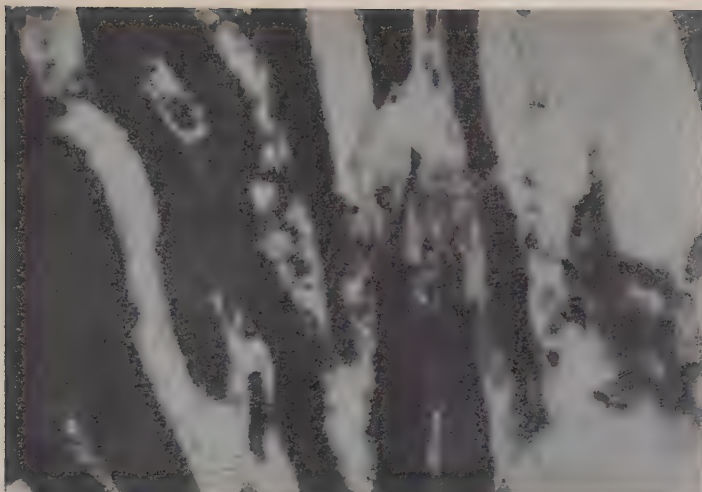


Abb.17. Epilemmale Nervenschlinge, bei der die Schwierigkeit der Darstellung deutlich wird. Der Schlingenschluß liegt im folgenden Serienschnitt. Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 54 x 10 x 1,25
Belichtung: 5 sec. Schichtdicke: 10 μ . Präparat: M.rectus superior

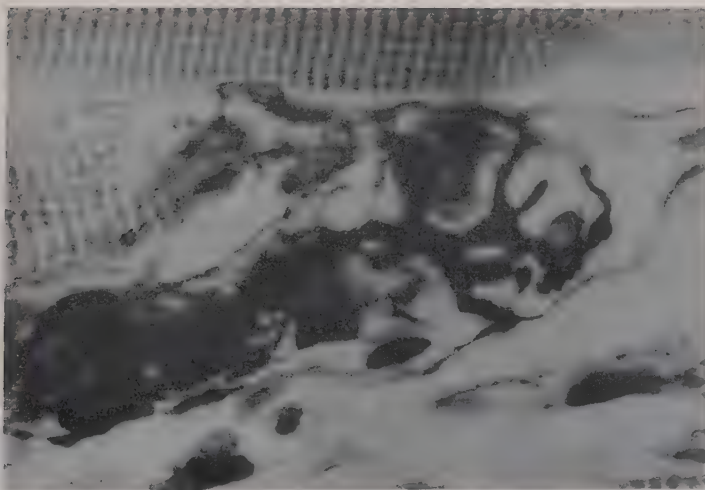


Abb.18. Hypolettmale "terminalson en grappe" Endigung. Das Bild zeigt die gleichzeitige Innervation einer Muskelfaser durch eine Nervenfaser I. Ordnung und eine solche II.Ordnung. Die unterschiedliche Dicke der beiden Nervenfaserarten ist auffällig.
Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 100 x 10 x 1,25
Belichtung: 2 sec. Schnittdicke: 10 μ . Präparat: M.rectus superior

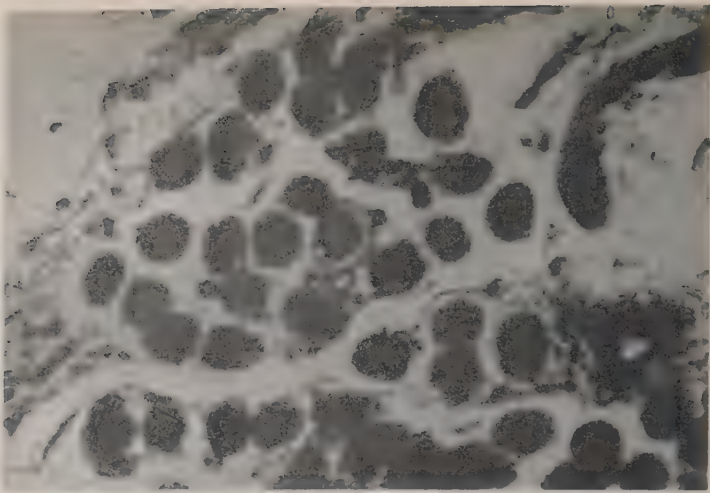


Abb.19. Degenerierte Augenmuskelfaser im Querschnitt
 Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid, Pyrimidinmethode
 Belichtung: 1/2 sec. Schichtdicke: 10 μ
 Präparat: M.rectus medialis eines 67 jährigen ♂

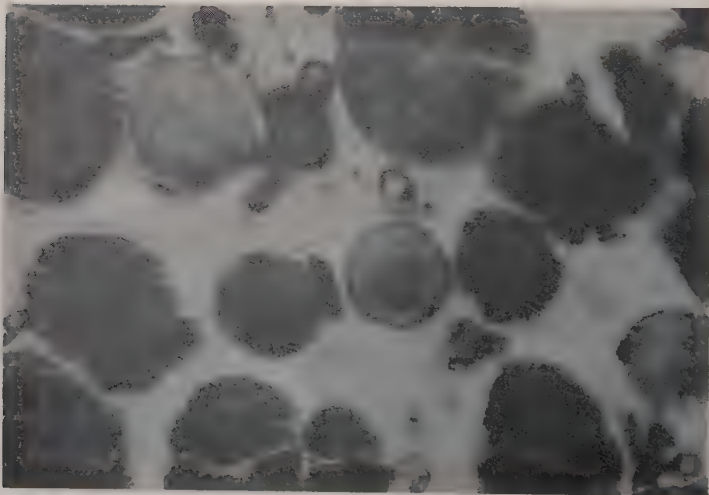


Abb.20. Echte Ringbinde
 Färbung: Silbernitrat / Goldchlorid. Vergrößerung: 100 x 10 x 1,25
 Schichtdicke: 10 μ . Präparat: M.rectus lateralis eines 51 jährigen ♂

9-12 μ und bei N.IV fanden sie solche von 3-5 μ und 7-9 μ . N.VI zeigte schließlich Nervenfaserdurchmesser von 3-5 μ und 8-10 μ . Aus diesen Angaben sind deutlich zwei verschiedene Fasersysteme morphologisch voneinander abzugrenzen. Den Hauptanteil stellen dabei die dickeren Fasern, die als Fasern I.Ordnung bezeichnet werden (Kirsche). Sie verlaufen in Bündeln, die sich aus mehreren markhaltigen Neuriten zusammensetzen. Weiterhin sind sie durch ihre bewegte Verlaufsform charakterisiert; sie schlängeln sich entlang den Muskelfasern und verlassen dabei häufig die mikroskopische Bildebene. Bei genauer Beobachtung stellt man auch noch bei diesen Fasern I.Ordnung einen geringen Kaliberunterschied fest. Daraus sind aber keinerlei Schlüsse auf die Zugehörigkeit der Fasern zu den motorischen Endorganen bzw. den sensorischen Effektoren zulässig. Es müssen vielmehr die Nervenfasern stets mit den dazugehörigen nervösen Strukturen beurteilt werden. Aus den zweifellos bestehenden Unterschieden der Muskelfasertypen könnte man ihre spezielle Innervation postulieren. Dies ist jedoch sehr unwahrscheinlich, da man alle Übergänge von sarkoplasmareicher Muskulatur bis zur sarkoplasmaarmer Muskulatur beobachtet, die von Nerven unterschiedlichen Kalibers versorgt werden. Auch sieht man bei jedem Faserkaliber sowohl Säulchenfelderung als auch Fibrillenfelderung. Eine Zuordnung zu entsprechenden Nerventypen wäre sicherlich konstruiert.

Die in geringer Anzahl vorhandenen Fasern II.Ordnung sind dagegen markarm. Sie liegen meist allein oder selten auch zu mehreren zusammen. Im Präparat verlaufen sie auffallend gerade neben der Muskulatur her, um schließlich in ein plättchenförmiges Endorgan überzugehen (Abb.18). Daß die Nervenfasersysteme I. und II.Ordnung wahrscheinlich unabhängig voneinander sind, kann man daraus vermuten, weil man keinen Übergang einer Faser I.Ordnung in eine solche II.Ordnung beobachtet. Die breiteren Fasern I.Ordnung sind weiterhin charakterisiert durch eine heller tingierte Zone in der Mitte. Im Gegensatz dazu sehen diese Fasern II.Ordnung homogen schwarz aus. Beide Fasergruppen behalten ihre morphologische Struktur und ihre Kaliberstärke bis zum Übergang in das entsprechende Endorgan bzw. das zugehörige Effektororgan bei. Diese Beobachtung kann man als Hinweis für das Vorliegen zweier Systeme werten. Eine Unterscheidung wurde 1912 schon von Boeke getroffen. Seine Untersuchungen stützten sich auf Tierversuche. Auf Grund vergleichender Histologie zog Boeke dann den Analogieschluß, daß auch im menschlichen Augenmuskel zwei Nervenfasersysteme vorliegen müßten.

Von anatomischer Seite werden heute allgemein zwei Fasersysteme anerkannt. Ein Großteil der Untersucher neigt dazu, die Fasern I.Ordnung für die kineti-

schen Zustandsänderungen des Bulbus verantwortlich zu machen. Danach laufen über diese dickeren Fasern die motorischen Impulse zu den hypolemmalen "terminaison en grappe" Endigungen. Über die erfolgten Augapfelbewegungen wird das Zentrum von den epilemmalen "terminaison en grappe" Effektoren informiert.

Nach allgemeiner Auffassung dienen die Fasern II. Ordnung der Übermittlung tonogener Impulse. Diese Nerven leiten afferente Erregungen bzw. Hemmungen, die den Tonus ändern, zu den hypolemmalen Endplättchen. Über den Impulserfolg wird das Zentrum von den epilemmalen Nervenschlingen unterrichtet.

Der zentripetale Nervenverlauf

Es ist bis heute noch nicht möglich, einen umfassenden Abriß über den Verlauf der zentripetalen Nervenfasern zu geben. Ihre Verzweigungen und Seitenverbindungen von ihrem Ursprungsort an der Muskelfaser bis zu dem Zentrum ihrer Impulsverwertung sind so vielfältig, daß es bei dem derzeitigen Stand der Forschung noch unmöglich ist, die komplexen Verläufe in ihrer Gesamtheit beurteilen zu wollen. Es sei nur an die Zusammenhänge von Augenmuskulbewegungen zum Gleichgewichtsapparat und darüber hinaus zum extrapyramidalen System erinnert. Aber trotzdem sind wir heute in der Lage, weitgehende Aussagen über einzelne Teilverläufe der Nervenfasern zu machen durch experimentell wohlfundierte Funktionsnachweise. Zur Erforschung dieser Zusammenhänge bieten sich zwei Wege an. Einmal ist dies der anatomische Verlaufsnachweis und zum anderen sind es physiologische Untersuchungen, die weiterhelfen können.

Als die älteste Standardmethode der Anatomen ist die Präparation der Orbitalnerven zu erwähnen. Hiermit kann man den mikroskopischen Verlauf der Nerven bis an den Hirnstamm verfolgen. Es liegt auf der Hand, daß diese Art von Untersuchung nur Hinweise zu unserem Ziel geben kann. Differenzierter sind schon histologische Verfahren. Hier sei zuerst die Nachweismethode erwähnt, die auf dem embryonalen Entwicklungsablauf basiert. Zu einer bestimmten Zeit des Embryonallebens wachsen die Hirnnervenfasern zu ihren Erfolgsorganen, den Augenmuskeln. Da sie erst zu einem bestimmten Zeitpunkt myelinisiert werden, ist zuvor ihr Negativ mit der Weigertschen Markscheidenfärbung nachzuweisen. Einen anderen Weg zur Darstellung des Nervenfaserverlaufs geht man im Tierexperiment. Nach Durchtrennung des interessierenden Nerven kommt es zur Degeneration, die man anschließend färberisch nach-

weisen kann. Den gleichen Weg beschreiten Untersuchungen bei Verstorbenen, bei denen eine Paralyse eines Augenmuskels vorlag.

Zahlreiche Experimente wurden in dieser Richtung angestellt. Schon Sherrington (1898) fand, daß nach Durchtrennung der motorischen Augenmuskelnerven alle myelinhaltigen Fasern degenerierten. Diese Feststellung wurde 1910 von Tozer und Sherrington noch erweitert, durch eine Arbeit, in der sie auf die degenerativen Veränderungen der motorischen und sensorischen Nervenstrukturen nach der Unterbrechung von N.III, N.IV und N.VI hinwiesen. Auf diese Autoren geht auch die Erkenntnis zurück, daß keinerlei Tonusherabsetzungen an den äußeren Augenmuskeln festzustellen waren nach einer Zerstörung des N.opticus und des N.trigeminus. Die Endorgane zeigten bei der nachfolgenden Untersuchung ein normales Bild. Die Folgerungen, die Sherrington aus diesen Experimenten zog, waren die: Nach Austritt aus dem Hirnstamm führen die drei "motorischen" Hirnnerven zur Augenmuskulatur sowohl afferente als auch efferente Fasern.

Die Grenzen dieser Untersuchungsart sind deutlich. Sie liegen bei der motorischen Faser an den Ursprungskernen und bei den myosensorischen Fasern an der ersten Synapse. Bekanntlich degeneriert ja nur die geschädigte Ganglienzelle mit dem zugehörigen Neuriten, während die weitere Bahn intakt bleibt. Spätestens am Hirnstamm müssen also andere Wege gefunden werden, um den weiteren Verlauf der myosensorischen Fasern aufzuzeigen. Deshalb sei mir hier erlaubt, zwei Versuche anzuführen, die sich auf physiologische Erkenntnisse stützen.

Alle sensiblen und sensorischen Bahnen des Körpers stehen in ihrem Verlauf zur Rinde einmal mit dem Thalamus opticus in Verbindung und können so Einfluß auf das vegetative Nervensystem gewinnen. Wenn Augenmuskelnerven sensorisch-motorisch sind, dann muß man wahrscheinlich eine vegetative Reflexreaktion bei der Reizung eines solchen Nerven nachweisen können. Untersuchungen in dieser Richtung wurden 1938 von Abd-el Ma'ek am narkotisierten Hund vorgenommen. Nach Freilegung der Augenmuskelnerven wurden sie elektrisch gereizt, bei gleichzeitiger Registrierung des Blutdrucks in der Arteria carotis. Bei der Reizung des N.oculomotoricus trat eine Blutdruckerhöhung um 50 mm Hg ein, bei der Reizung des N.trochlearis wurde die Blutdruckamplitude um 40 mm Hg erhöht. Daß diese Effekte nicht durch sich ausbreitende Stromkreise auf die Umgebungsstrukturen entstanden sein konnten, beweisen die Blutdruckerhöhungen, die nach mechanischer Reizung durch Kneifen des Nerven mit einer Zange auftraten. Neben dem erneuten Beweis

efferenter Anteile im Augenmuskelnerven zeigt uns dieses Experiment deutlich, daß diese Fasern aufsteigen, und mit den vegetativen Zentren des Hypothalamus in Beziehung treten.

Als Hinweis für das Aufsteigen myosensorischer Informationen bis zur Fissura calcarina kann der eingangs erwähnte Selbstversuch Oppels angeführt werden. Dort wird deutlich, daß erst die kortikale Integration der optosensorischen und der unbewußten myosensorischen Erregungen zu einer exakten optischen egozentrischen Lokalisation führt. Deshalb ist folgender Schluß erlaubt: Die nervösen Verbindungen und Informationen aus den myosensorischen Effektororganen des Augenmuskels müssen bis in den Lobus occipitalis aufsteigen. Ihre Integration mit den optosensorischen Informationen scheint wahrscheinlich erst kortikal zu erfolgen, weil nur hier bewußte optische Wahrnehmungen zustande kommen können.

Muskulatur und Bindegewebe im Augenmuskel

Wer Querschnitte von normalen Skelettmuskeln kennt, dem fällt bei Augenmuskelpräparaten sehr bald auf, daß hier das Verhältnis von Muskulatur und Bindegewebe für das letztere weit günstiger ausfällt - eine Erkenntnis, die auf Schiefferdecker (1901) zurückgeht. Bei dem quergestreiften Skelettmuskel liegen die einzelnen Muskelfaserindividuen sehr eng aneinander, so daß sie sich gegenseitig zu vieleckigen Gebilden deformieren. Der quergestreifte Augenmuskel dagegen zeigt Faserquerschnitte, die kreisrund nebeneinander liegen. Jede Faser ist von der nächsten durch einen deutlichen Bindegewebsmantel getrennt. Daß diese Relation von Faser zu Bindegewebe zur Mitte des Muskels etwas weniger auffällig wird, ändert an der Tatsache der vorigen Feststellung nichts.

In einem Serienschnitt durch den Augenmuskel findet man in den sehnennahen Gebieten nur sehr dünne Fasern. Nach einer Reihe von Schnitten tauchen in den zentraleren Anteilen des Muskels plötzlich dickere Fasern auf. Ihre Zahl nimmt zu, so daß in den zentralen Bezirken des Muskels diese Fasern mit dem großen Querschnitt fast das ganze Bild beherrschen. Hier findet man nur noch wenige der dünnen Fasern, die in den Randpartien unter dem perimysium externum liegen. In den Präparaten, bei denen man die dickeren Muskelfaserquerschnitte feststellte, kann oft ein sonderbares Verhalten der Kapillaren beobachtet werden. Man sieht an dieser Stelle eine Konzentration von Gefäßlumina, die um den Querschnitt einer solchen dickeren Muskelfaser gruppiert sind. Auch der Längsschnitt zeigt, daß in dieser Gegend die Kapillaren der

Umgebung sich häufig verzweigen und Äste zu jenen auffälligen Fasern schicken. Hier kann allerdings eine Gefäßanhäufung bei einer dünnen Faser vorgetauscht werden. Der Serienschnitt zeigt dann aber oft, daß es sich in Wirklichkeit um eine dickere Muskelfaser handelt, die durch die Schnittführung nicht in ihrem größten Durchmesser getroffen wurde. Diese dichten Kapillarnetze umgeben die Muskelfaser aber nicht der ganzen Länge nach, sondern sie sind nur an bestimmten Stellen der Faser konzentriert. Voss hat sogar solche Kapillaren beschrieben, die teilweise in die Muskelfaser eindringen. Es erhebt sich nach diesen Ausführungen die Frage, ob sich zwei selbständige und verschieden dicke Muskelfaserarten unterscheiden lassen. Nach Lockhart und Brandt (1938) laufen alle Augenmuskelfasern von der proximalen zur distalen Sehne durch. Gegen diese Auffassung spricht die offensichtliche Differenz zwischen der Zahl der sehnennahen Muskelfasern und der Zahl der Querschnitte, die man am Muskeläquator auszählt. Auch müßte sich die Querschnittsfläche einer Muskelfaser um ungefähr das Vierfache vergrößern, wenn man einen durchgehenden Muskelfaserverlauf von Sehne zu Sehne annimmt. Dies wäre ein sonderbares Verhalten, das an der übrigen, nicht pathologisch veränderten Skelettmuskulatur noch nie beobachtet wurde. Wahrscheinlicher ist deshalb, daß die Augenmuskelfasern sich in der Hinsicht wie periphere Muskeln verhalten, was Vermehrung und Insertion anbetrifft. Wie wir schon oben sahen, wird die Faser überall da voluminöser, wo Nerven an den Muskel herantreten. Diese Verdickungen hängen also wahrscheinlich mit der Innervation zusammen. Da die nervösen Strukturen vorwiegend in der Mitte der Muskelfasern anzutreffen sind und nicht in den distalen Bezirken, so könnte dies vielleicht eine Erklärung für den vorwiegend größeren Durchmesser der Muskelfasern sein, die am Muskeläquator vorherrschen. Nach den Ausführungen über die Dickenunterschiede der Muskelfasern in den verschiedenen Muskelabschnitten muß in diesem Zusammenhang noch etwas über die Lage der Muskelspindeln berichtet werden.

Lage der Muskelspindeln im Augenmuskel

Vergleicht man diese Muskelspindeln mit den Dehnungsrezeptoren der übrigen Skelettmuskulatur, so muß man feststellen, daß die Augenmuskelspindeln etwas kleiner sind und daß die beiden bindegewebigen Kapseln viel zartere Strukturen aufweisen als die Rezeptororgane der peripheren Skelettmuskulatur. Hält man die Muskelspindeln in ihrer physiologischen Funktion für Dehnungs- und Schmerzrezeptoren, so stimmt auch der anatomische Befund über

die Verteilung der Muskelspindeln im einzelnen Muskel damit überein. Beim normalen Skelettmuskel sucht man in Sehnennähe vergeblich nach Spindeln, denn hier liegen sie vorwiegend um die Mitte des Muskelbauches konzentriert. Die Befunde an Augenmuskeln stellen eine Umkehr dieser gewohnten Lokalisation dar. Hier findet man die Muskelspindeln nur in Bezirken, in denen auch die dünneren Muskelfasern vorherrschen - also in Sehnennähe. Teleologisch betrachtet, ist diese Lagerung sehr sinnvoll. Dünne Muskelfasern sind bei gleicher Kraft leichter zu dehnen als der Muskelabschnitt, der aus den dickeren Fasern aufgebaut ist. Ein solcher Erklärungsversuch trifft sich auch mit den Auffassungen, die von Voss u. a. vertreten werden. Diese Untersucher stellen fest, daß Muskulatur, die nicht gedehnt wird, auch keine Muskelspindeln besitzt. Weiterhin geht die Anzahl der Muskelspindeln der Muskeldehnungsbeanspruchung parallel. Diese Feststellung hat sogar für Teile eines Muskels Geltung, denn die Spindeln liegen in den Muskelbezirken, die vorwiegend auf Dehnung beansprucht werden und nicht in dem Abschnitt, dessen Hauptaufgabe die Bewegung des Bulbus ist.

Ringbinden

Im Rahmen des Kapitels über histologische Besonderheiten der Augenmuskeln müssen wir unser Augenmerk noch auf ein interessantes Phänomen richten, nämlich auf die Ringbinden. Diese Gebilde wurden 1932 von Wohlfahrt zum ersten Mal beschrieben. 1949 bestätigten Daniel und Cooper seine Entdeckungen und wiesen gleichzeitig darauf hin, daß Ringbinden eine Folge von Alterungsprozessen seien. Die gleiche Auffassung vertritt auch Voss in einer neueren Arbeit 1957. Er erklärt die auffälligen Formationen durch eine Kapillarverminderung in der Umgebung der Ringbinden. Dadurch soll an manchen Muskelfasern eine hypoxämische Schädigung der peripheren Myofibrillen auftreten, die zur Quellung und gleichzeitiger Verlängerung der Strukturen führe. Die so veränderten Fibrillen müßten, um mit dem gleichen Platz auszukommen, einen ringförmigen oder spiraligen Verlauf um die inneren, noch intakten Myofibrillen nehmen.

Die Darstellung und Betrachtung des histologischen Bildes einer solchen Ringbinde läßt folgende Besonderheiten erkennen: Um eine innere morphologisch intakte Muskelfaser windet sich ringförmig oder etwas spiralig diese sogenannte Ringbinde. Es besteht der Eindruck, als ob um einen Muskelfaserquerschnitt ein Ring aus einer quergestreiften Muskelfaser herumgelegt wäre. Auffällig ist allerdings, daß die Formation der Ringbinde keineswegs nach Quellung und

Degeneration aussieht. Sie sind vielmehr deutlich abgegrenzt und ihre Strukturen sind nicht verschwommen, wie man es von untergehendem Gewebe gewohnt ist. Auch kann eine Verminderung der Kapillaren, wie sie Voss hervorhebt, in der Umgebung solcher Ringbinden nicht bestätigt werden. Bei der Untersuchung von Augenmuskeln älterer Individuen stößt man aber immer wieder auf ringförmige Bildungen, die als Degenerationsherde angesprochen werden müssen. Hier findet man zwischen dem Sarkolemm und zentral erhalten gebliebenen Myofibrillen einen ringförmigen Bezirk, der angefüllt ist mit einer homogenen Masse, die schlecht anfärbbar ist. Mustert man einen solchen Schnitt durch, so findet man die verschiedensten Stadien untergehender Muskelfasern. Abb.19.

Der Auffassung, daß Ringbinden pathologisch-degenerative Gebilde sind, steht die experimentell fundierte Meinung von Goerttler, Vecchi und Rohen gegenüber, die in diesen besonderen Formen nur Variationen normaler Muskelstrukturen sehen.

Ihrer Ansicht nach entstehen Ringbinden bei veränderter funktioneller Beanspruchung aus normalen Muskelfasern. Um diese Behauptung Goerttlers zu erhärten, haben Voth und Rohen experimentell an Ratten Ringbinden zu erzeugen versucht. Obwohl Ringbinden vorwiegend an Augenmuskeln und an der Uvula beschrieben wurden, benutzten sie zu ihren Versuchen Extremitätenmuskulatur von Ratten. Die Experimente verliefen nach Ruhigstellung, nach Reizung oder Ischämie der Extremität erfolglos. Nachdem sie jedoch den M. vastus lateralis an seinem Ansatz lostrennten und ihn an einer neuen, funktionell weniger günstigen Stelle anheilen ließen, konnten sie nach elf Wochen veränderter Beanspruchung typische Ringbinden im Operationsgebiet nachweisen.

Die Versuche von Vecchi, Voth und Rohen zeigen also, daß Ringbinden erst nach Funktionsänderungen der Muskulatur auftreten. Ihre Experimente sprechen deutlich gegen die Auffassung, daß Ringbinden Degenerationsprodukte sind. In diesem Sinne ist auch die Tatsache anzuführen, daß färberisch und histochemisch keinerlei Unterschiede zwischen den Ringbinden und den benachbarten, normalen Muskelfasern festzustellen sind. Die Ursache für das Auftreten von Ringbinden in höherem Lebensalter sehen diese Untersucher in der Funktionsänderung der Muskulatur, die mit dem Alter zunehmend in Erscheinung tritt.

ZUSAMMENFASSUNG

Einleitend wird auf die Tatsache eingegangen, daß einerseits ein ruhendes Objekt bei bewegtem Blick und andererseits ein bewegtes Objekt bei ruhendem Blick jeweils richtig wahrgenommen werden, obwohl in beiden Fällen das entstehende Abbild über die Netzhaut wandert. Zur Erklärung dieses Phänomens der sogenannten Richtungskonstanz wird auf die v. Holst'sche Reafferenz-Efferenzkopietheorie und die experimentellen Curareversuche von Oppel eingegangen. Auf Grund der angeführten experimentellen Beobachtungen von Oppel läßt sich die Existenz myosensorischer Informationseinrichtungen in der Augenmuskulatur nicht mehr in Zweifel ziehen.

In der vorgelegten Arbeit werden die histologisch nachweisbaren Strukturen der Augenmuskeln und ihre wahrscheinlichen funktionellen Aufgaben dargestellt. Es wird der Aufbau der Muskelspindeln beschrieben und ihre Funktion und Bedeutung als Dehnungs- und Schmerzrezeptoren für den plastischen Tonus aufgezeigt.

Es folgt die Morphologie der hypolemmalen "terminaison en grappe" Endigung. Sie entsprechen funktionell den peripheren motorischen Endplatten, dienen also der Übertragung motorischer Impulse.

Daneben enden an den Muskelfasern noch sogenannte Endplättchen, denen die Aufrechterhaltung und Regulierung des Muskeltonus zugeschrieben werden darf. Bei der Besprechung der histologischen Besonderheiten der Augenmuskulatur wird das Augenmerk auch auf die Nervenfasern I. und II. Ordnung gelenkt.

Weiter werden der Aufbau der epilemmalen "terminaison en grappe" Effektoren beschrieben und die Schwierigkeiten bei der histologischen Darstellung aufgezeigt. Sie werden als Rezeptororgane angesehen, die dem Zentralnervensystem die Informationen über den Kontraktionszustand des Augenmuskelsapparat zuleiten. Neben diesen nervösen Strukturen werden die epilemmalen Nervenschlingen beschrieben. In ihnen werden die Rückmeldeeinrichtungen für den von den sogenannten Endplättchen vermittelten statischen Tonus der Augenmuskulatur erblickt.

Als weitere histologische Besonderheit wird das Verhältnis von Muskulatur und Bindegewebe im Augenmuskel dem des Skelettmuskels gegenübergestellt. Es wird dabei auch auf die Topographie der Muskelspindeln eingegangen. Abschließend werden Ringbindenbildungen beschrieben und ihre Entstehung erörtert.

Die beschriebenen nervösen Strukturen der Augenmuskulatur wurden durch 19 eigene histologische Abbildungen belegt.

LITERATUR

1. Abd-el Malek Vegetative Einflüsse von Reizen an N.III und N.IV beim Hund. J.Anat.Lond. 72, 524-528 (1938)
2. Boeke, I. Die morphologische Grundlage der sympathischen Innervation der quergestreiften Muskelfaser. Z.mikr.-anat.Forsch. 8, H.3/4 (1927)
3. Burnaschowa, D. W. Beitrag zur Mikromorphologie der Nervenstrukturen der Augenmuskeln bei Reptilien. Anat.Anz. 112, 1-11 (1963)
4. Burnaschowa, D. W. Mikroskopische Nervenstrukturen der äußeren Augenmuskeln bei Vögeln. Anat.Anz. 112, 230-242 (1963)
5. Cilimbaris, P. A. Histologische Untersuchungen über die Muskelspindeln der Augenmuskeln. Arch.Mikr. Anat. 75, 692-747 (1910)
6. Cole, W. V. Motor endings in the striated muscles of vertebrates. Journal of comp.neurology 102, 671-716 (1955)
7. Daniel, P. J.Anat.Lond. 80, 189-190 (1946). Spiralnervenendigungen des äußeren menschl. Augenmuskels.
8. Dogiel, P. Die Endigungen der sensiblen Nerven in den Augenmuskeln und deren Sehnen beim Menschen und den Säugetieren. Arch.f.mikr. Anat. 68, 501-506 (1906)
9. Dogiel, C. Neue Angaben über die Struktur einiger sensitiver Nervenapparate. Russisches Arch. f.Anat.Histologie und Embryologie I, Ausgabe I (1916), Bd.I, Ausgabe 3 (1917)
10. Dogiel, C. Methylenblaufärbung der mot.Nervenendigungen in den Muskeln der Amphibien und Reptilien. Arch.f.mikr.Anat. Bd.35, 305-320 (1890)
11. Fischer, E. Über die Endigungen der Nerven im quergestreiften Muskel der Wirbeltiere. Arch.f. mikroskop.Anat. 13, 365-390 (1887)

12. Fukuda, M. Über Nerveneinrichtungen im Augenmuskel des Kaninchens. Jap.J.Ophthal. 2, 93-105 (1958)
13. Goerttler, K. Die Gestaltungsfähigkeit des quergestreiften Muskelgewebes unter Einfluß experimentell abgeänderter Funktionsbedingungen. Verh. Dtsch.Orthop.Ges. 30, 34-40 (1935)
14. Grabower, J. Über Nervenendigungen im menschlichen Muskel. Arch.f.mikroskop.Anat.u.Entwicklungsgesch. 60, H.1, 1-16 (1902)
15. Holstm E. v. Aktive Leistungen der menschlichen Gesichtswahrnehmung. Studium Generale 10 (1957)
16. Huber, C. Note on sensory nerve-endings in the extrinsic eye-muscles of a rabbit. Atypical Motor-endings of Retzius. Anat.Ant. XV (1899)
17. Kirsche, W. Untersuchungen über die motorischen und sensiblen Nervenendigungen im menschlichen Augenmuskel. Z.Mikr.-anat.Forsch. 57, 402-411 (1951)
18. Miura, M. Untersuchungen über motorische Nervenendigungen der quergestreiften Muskelfasern. Virchows Arch.f.path.Anat. 105, 129-135 (1886)
19. Murat, W. M. Versuche einer experimentell-morphologischen Analyse der Innervation des mot. Augenmuskelapparates. Diss. Kausan 1942
20. Oppel, O. Untersuchungen über den Einfluß der Myosensorik der Augenmuskeln auf die egozentrische Lokalisation. A.v.Graefes Arch.f.Ophthalmologie 160, 462-472 (1958), I.Mitteilung
21. Oppel, O. Untersuchungen über den Einfluß der Myosensorik der Augenmuskeln auf die egozentrische Lokalisation. A.v.Graefes Arch.f.Ophthalmologie 165, 392-422 (1963) II.Mitteilung

33. Wohlfahrt, G.

Quergestreifte Ringbinden im normalen Augenmuskel. Anat. Anz. 74, 228-233 (1932)

34. Wohlfahrt, G.

Zur Kenntnis der Altersveränderungen der Augenmuskeln. Z. mikrosk. - anat. Forschung 44, 33-44 (1938)

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. M. W a t z k a ,
möchte ich auf diesem Wege herzlichen Dank sagen, daß er
mir erlaubte, den histologischen Teil dieser Arbeit in seinem
Institut anzufertigen.

Meinem Doktorvater, Herrn Professor Dr. O. O p p e l ,
möchte ich für die Überlassung des Themas und für seine
Beratung beim Anfertigen der Arbeit recht herzlich
danken.

LEBENS LAUF

Ich, Karlhans Schnabel, wurde am 29.8.1939 als einziges Kind des Kaufmanns Karl Schnabel und seiner Ehefrau Wilhelmine, geb. Beck, in Bad Kreuznach geboren. Den Krieg verbrachten meine Mutter und ich bei meinen Großeltern mütterlicherseits in dem Hunsrückdorf Pfersfeld.

Nach dem deutschen Zusammenbruch kamen wir nach Bad Kreuznach zurück, wo ich im Herbst 1945 in die evangelische Hofgartenschule eintrat.

Vom Herbst 1949 besuchte ich das staatliche Gymnasium von Bad Kreuznach, wo ich am 24.2.1959 die Reifeprüfung ablegte.

Am 15. April 1959 immatrikulierte ich mich an der medizinischen Fakultät der Johannes Gutenberg-Universität in Mainz. Am 28.4.1960 bestand ich die naturwissenschaftliche Vorprüfung. Als Abschluß meines vorklinischen Studiums habe ich nach dem 5.Semester am 19.10.1961 die ärztliche Vorprüfung erfolgreich abgelegt. Nun stehe ich im 5.klinischen Semester und beabsichtige, nach dem Sommersemester 1964 mit dem medizinischen Staatsexamen zu beginnen.

